MORPHOLOGISCHE UND PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM AUGE VON GALAGO SENEGALENSIS (GEOFFROY)

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der
Mathematisch–naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard–Karls–Universität zu Tübingen

vorgelegt
von
Dietmar Lutz
aus Stuttgart

1971
1968

MORPHOLOGISCHE UND PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM AUGE VON GALAGO SENEGALENSIS (GEOFFROY)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors

der Naturwissenschaften

der

Mathematisch–naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard–Karls–Universität zu Tübingen

vorgelegt

von

Dietmar Lutz

aus Stuttgart

1971

Tag der mündlichen Prüfung:	25. Juli 1968
Dekan:	Prof. Dr. H. Blume
1. Berichterstatter:	Prof. Dr. F.P. Möhres
2. Berichterstatter:	Dozent Dr. H. Schneider

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

FOTOSCHNELLDRUCK R. Köhler - Tübingen - vorm. Frau Elly Huth

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung 3

II. Material und Haltung 4

A. Morphologische Untersuchungen

III. Methodik 4

1) Die makroskopische Struktur 4

2) Die Berechnung der Brechkraft 5

3) Das Pupillenspiel 6

4) Die Zahlenverhältnisse in der Retina 7

IV. Ergebnisse 7

1) Morphologie des Galagoauges 7

2) Die Dioptrik und das Pupillenspiel des Galagoauges 9

3) Die Histologie der Retina und das Fundusbild 12

V. Diskussion 14

VI. Gesamtbetrachtung des Galagoauges 16

B. Untersuchungen der Leistung des Galagoauges

I. Methodik 17

a) Lichtmessung 17

b) Die Dressurapparaturen 18

aa) für Helligkeitsunterscheidungsvermögen und Farbensehen

bb) für Untersuchung des Leuchtdichteunterscheidungsvermögens bis 10^{-3} asb

cc) für Untersuchung des Leuchtdichteunterscheidungsvermögens bis 10^{-5} asb

dd) für die Untersuchung der Sehschärfe (und der Akkommodation)

c) Anweiser 19

d) Statistik 20

Seite

II. Ergebnisse 20
a) Helligkeitsunterscheidung 20
b) Leuchtdichteunterscheidungsvermögen . 21
c) Untersuchung von Reizgesetzen 25
d) Vergleich des relativen Leuchtdichte-unterscheidungsvermögens von Galago und Mensch 26
e) Prüfung des Farbensehens 27
f) Prüfung der Sehschärfe 28
g) Adaptation und absolute Endschwelle . 30
h) Die Akkommodation 30

III. Diskussion 32

IV. Zusammenfassung 35

V. Literatur 37

Abbildungen 40

Lebenslauf

Aus dem Zoophysiologischen Institut (Direktor Prof. Dr. F.P. Möhres) der Universität Tübingen

Morphologische und physiologische Untersuchungen am Auge von Galago senegalensis (GEOFFROY)

von

Dietmar Lutz

(mit Textabbildungen)

Kurze Zusammenfassung:

Das Auge von Galago senegalensis ist besonders gut an das Sehen in der Dunkelheit angepasst. Es verfügt über eine hohe Gesamtbrechkraft (120 dioptr.) und erzeugt daher kleine, aber lichtstarke Netzhautbilder. Die Schaltverhältnisse in der Retina (Übersetzungsverhältnis 1 : 19) sind - im Vergleich mit anderen Dämmerungstieren - nicht extrem. Die Prüfung der Leistung des Auges ergab eine max. Sehschärfe von 6,8'. Akkomodation und Farbensehen konnten nicht nachgewiesen werden. Die Sehschärfekurve sinkt, wie es für eine reine Stäbchenretina typisch ist, ohne Knick ab (Abb. 14); bei 2 x 10^{-7} asb betrug die Sehschärfe 64,3'.

Mit einer im Tierversuch erstmals angewandten Methode konnte gezeigt werden, dass beim Unterscheiden von Leuchtdichten reine Stäbchenretina von Galago und gemischte Retina des Menschen sich qualitativ gleich verhalten. Mit zunehmender Dunkelheit nimmt die Empfindlichkeit des Galagoauges aber schneller zu als die des Menschen. Bei grossen Prüfzeichen und Adaptationszuständen unter 10^{-3} asb verfügt der Galago über ein besseres Leuchtdichteunterscheidungsvermögen als der Mensch.

Summary:

The eye of Galago senegalensis is very well adapted to vision in darkness. It has a very high total refraction (120 dioptr.) and therefore produces small but bright images on the retina. The nervous switches in the retina are not especially enlarged compared with other noctural animals. The examination of the efficiency of the eye has shown a sharpness of vision of 6,8'. An accomodation and a colour vision could not be found. The curve of vision has no flaw as it is typical for a rod retina (Abb. 14); at 2 x 10^{-7} asb the vision is 64,3'.

With a new method it could be shown, that the pure rod retina of the Galago and the mixed retina of man in discrimination of brightness are qualitatively equal. With progressive darkness the eye of Galago progresses more in sensivity than human eye. At great test signs and condition of adaption beyond 10^{-3} asb the Galago is better than man in discriminating differences of brightness.

I. Einleitung

Säugetieraugen wurden oft untersucht (Zusammenstellung siehe RAHMANN 1967), jedoch wurden meist Einzelprobleme (Sehschärfe, Helligkeitsunterscheidungsvermögen, Farbensehen) studiert. Umfassendere Darstellungen des Baues und der Leistung gibt es für das Rattenauge (HERMANN 1958) und Flughundauge (NEUWEILER 1962).

Die Prosimiae sind bisher sinnesphysiologisch kaum untersucht worden. BIERENS DE HAAN et al. (1930) prüften das Farbensehen von Lemuren, TIGGES (1963) beschrieb ein gutes Farbensehen bei Tupaia glis. Nach Abschluss dieser Arbeit erschien eine Untersuchung von TREFF (1967), die sich mit der Tiefenschärfe und der Sehschärfe des Galagoauges befasst. ROHEN et al. (1967) beschrieben histologische Einzelheiten des Galagoauges; DARTNALL et al. (1965) untersuchten das Auge von Galago crassicandatus agisymbanus mit Hilfe elektrophysiologischer Methoden.

In der vorliegenden Arbeit wird das Galagoauge unter morphologischen und physikalischen Gesichtspunkten untersucht und seine Leistung durch Dressurversuche geprüft.

Herrn Prof. Dr. MÖHRES danke ich für die Themenstellung. Frau Prof. Dr. E.AULHORN und Herrn Prof. Dr. H.HARMS von der Augenklinik Tübingen möchte ich für viele wertvolle Ratschläge und Hinweise und die tatkräftige Hilfe danken, mit der sie die Arbeit unterstützten. Herrn Prof. Dr. R. BRÜCKNER, Basel, danke ich für die Untersuchung der Galagos mit dem Augenspiegel.
Das Institut für wiss. Mikroskopie stellte einen Refraktionsmesser zur Verfügung.
Herr Dr. H. KLEIN half bei der Messung der Leuchtdichten und der Bestimmung der Leuchtdichte und Sehschärfekurven des menschlichen Auges. Hierfür danke ich herzlich.

II. Material und Haltung

Für meine Untersuchung verwandte ich 9 Galago senegalensis E. GEOFFROY 1796.
Die Tiere wogen durchschnittlich 200 - 250 g und hatten eine Körperlänge von etwa 50 cm, wovon fast 30 cm auf den buschigen Schwanz entfallen.
Sie waren paarweise in Käfigen (130/80/100 cm) untergebracht. Die Raumtemperatur schwankte zwischen +15 und +40°C. Ausserhalb der Dressurzeit hatten die Tiere Gelegenheit, sich frei in einem grösseren Raum zu bewegen. Gefüttert wurde mit Bananen, Salat und Insekten sowie einem Futterbrei aus Kindernährmittel, der mit Vitaminen und Futterkalk angereichert war.
Um mit den Tieren tagsüber arbeiten zu können, wurden sie in einem künstlichen Tag-Nachtwechsel mit Lichtzeit von 19.00 bis 6.00 h. gehalten.

A. Morphologische Untersuchungen

III. Methodik

Auflösungsvermögen und "Lichtstärke" eines Linsenauges hängen von den Augendimensionen, der Brechkraft des dioptrischen Apparats, der Pupillenweite, der Anzahl der Sehelemente pro Retinaflächeneinheit und den Schaltverhältnissen in der Retina ab.
Die optische Leistungsfähigkeit des Systems ist von den Leistungen seiner Teilsysteme (Cornea, Linse usw.) abhängig und kann daher aus den Brechzahlen der einzelnen lichtbrechenden Elemente, ihren Abständen voneinander und den Radien ihrer Trennflächen berechnet werden.

1. Um die für die Dioptrienrechnung benötigten Grössen zu messen, wurden bei einem erwachsenen Galagomann mit Homatropin beide Augen zur Fernakkomodation gebracht und in tiefer Narkose enucleiert. Mit einer Messlehre wurden sie von aussen vermessen. Das rechte Auge wurde in flüssiger Luft eingefroren und längs der optischen Achse halbiert. Mit einem Messmikroskop wurden der Durchmesser längs der optischen Achse, die Tiefe der Vorderkammer, die Dicke der Linse, der Abstand Retina-Linse und der Durchmesser der (durch Homatropin erweiterten) Pupille bestimmt. Zusätzlich wurden diese Grössen auf zehnfach vergrösserten Fotos der Schnittfläche ermittelt. Die Krümmungsradien von Hornhaut, Linse und Retina

wurden durch Konstruktion gewonnen. Die Dicke der Cornea entnahm ich ROHEN (1962). Mit einem Zeiss-Refraktometer nach ABBE wurden an Proben aus dem linken Auge die Brechzahlen von Kammerwasser, Linse und Glaskörper gemessen. Die Brechzahl der Cornea konnte wegen Substanzmangel nicht befriedigend ermittelt werden. Ich musste daher einen von SCHOBER (1960) für die menschliche Hornhaut angegebenen Wert benutzen.

2. Die Berechnung der Brechkraft des Galagoauges führte ich analog den Berechnungen GULLSTRANDS (GROETHUYSEN 1929) für das "exakt schematische Auge" des Menschen durch. Problematisch ist dabei der Wert der Brechzahl der optisch inhomogenen Linse. Für die Brechzahl der Linse des Galagoauges wurde daher der Wert 1,565 eingesetzt, der sich aus der Annahme ergibt, dass alle parallel einfallenden Lichtstrahlen sich auf der Netzhaut vereinigen. Diese Annahme ist nur zulässig bei emmetropen Augen. Es musste daher die Fehlsichtigkeit des Galagoauges bestimmt werden.

   Die Skiaskopie der in der Dressur verwendeten Tiere durch Frau Prof. Dr. Aulhorn ergab für 7 Tiere eine geringfügige Kurzsichtigkeit von -1 bis -1,5 Dioptrien; 1 Tier war mit +1 Dioptrien etwas weitsichtig.

   Die Gesamtrefraktion ist gleich der Summe aus der Brechkraft des emmetropen Auges und seiner Fehlsichtigkeit (-1,5 dioptr.).
   Die Brechkräfte der beiden Corneaflächen berechnen sich nach

$$D_{cv} = \frac{n - n_1}{r_{cv}} \quad (1) \qquad \text{und} \qquad D_{ch} = \frac{n_1 - n_2}{r_{ch}} \quad (2)$$

   (D = Brechkraft in dioptr.; c = Cornea; v = Vorderfläche; h = Hinterfläche; n bis n_4 = Brechzahlen von Luft, Cornea, Kammerwasser, Linse, Glaskörper; r = Radien der brechenden Flächen in m).

   Mit Hilfe der Gleichung

$$D_c ges. = D_{cv} + D_{ch} - \delta\, D_{cv} D_{ch}$$

   können die beiden Einzelbrechkräfte zur Gesamtbrechkraft der Hornhaut zusammengefasst werden; dabei ist

$$\delta = \frac{d}{n_1} \text{ der auf Luft reduzierte Abstand (d)}$$

   zwischen den Scheiteln der beiden Hornhautflächen. Die zu der Gesamtbrechkraft der Cornea gehörenden Brennweiten f_{cv} und f_{ch} errechnen sich nach

$$f_{cv} = \frac{n_1}{D_c ges.} \quad (3) \qquad \text{und} \qquad f_{ch} = \frac{n_2}{D_c ges.} \quad (4).$$

In zusammengesetzten optischen Systemen, wie es das Auge darstellt, werden die Brennweiten von 2 Hauptpunkten aus gerechnet. Ihre Lage für das Hornhautsystem ergibt sich nach

$$h_{c1} = n_1 \cdot \delta \frac{D_{ch}}{D_c ges.} \qquad \text{und} \qquad h_{c2} = -n_2 \cdot \delta \frac{D_{cv}}{D_c ges.}$$

h_{c1} und h_{c2} sind die Abstände des 1. bzw. 2. Hauptpunktes des Hornhautsystems vom Scheitel (S_1) der ersten bzw. zweiten Hornhautfläche (S_2).

Sinngemäss angewandt lassen sich mit Hilfe dieser Gleichungen die Brechkräfte und die dazugehörigen Grössen für das Linsensystem und das Gesamtauge berechnen (Näheres siehe GROETHUYSEN 1929).

3. Für die Untersuchung des Pupillenspiels wurde ein weisser Schirm von 75 x 55° Ausdehnung mit einem Projektor beleuchtet. Zur Erzielung höherer Beleuchtungsstärken konnten zusätzlich zwei Filmleuchten eingeschaltet werden. Mit Neutralgraufiltern, die in den Projektor eingeschoben wurden, konnte die Helligkeit des Schirmes herabgesetzt werden. In 80 cm Abstand vom Schirm befand sich eine Kinnstütze, auf der der Kopf des Tieres bzw. der Versuchsperson fixiert wurde. Hier wurde die Hornhautbeleuchtungsstärke mit einem Milliluxmeter gemessen. Die scheinbare Pupillenweite (Pupillenweite gemessen durch die Cornea) wurde mit einer Spiegelreflexkamera (f = 200 mm), die mit 2 Blitzgeräten gekoppelt war, aufgenommen. Mitfotografiertes Millimeterpapier erlaubte einen direkten Grössenvergleich.

Bei jeder Beleuchtungsstufe hatten die Versuchstiere bzw. -personen 2 Minuten Gelegenheit, ihre Pupille auf die jeweils herrschende Helligkeit einzustellen. Nach jeder Blitzlichtaufnahme wurde 10 Minuten pausiert, um die Blendung auszugleichen.

In fünf Versuchsreihen mit je vier Galagos und zwei Versuchspersonen wurden so die scheinbaren Pupillenweiten bei Hornhautbeleuchtungsstärken zwischen 1030 und 10^{-3} Lux sowie bei völliger Dunkelheit gemessen. Da die Pupille der Galagos nicht rund ist, wurde ihre Fläche auf einer vierfach vergrösserten Fotografie planimetriert. Aus der Fläche wurde, um einen Vergleich mit der runden menschlichen Pupille zu ermöglichen, der Durchmesser eines flächengleichen Kreises berechnet.

4. Die Zahlenverhältnisse der Nervenzellen in den einzelnen Retinaschichten.

Für die mikroskopische Untersuchung wurde die Retina eines ausgewachsenen Galagomännchens benutzt. Die Fixierung erfolgte mit Formol (4%ig), gefärbt wurde mit Silbernitrat nach BODIAN und mit Paraaldehyd-fuchsin - Kernechtrot - Lichtgrün Orange C (PAF - Halmi - Färbung; ADAM et al. 1964). Die Dicke der Paraffinschnitte betrug 3 - 5 µ.

An vier Stellen des Galagoauges: Peripherie, nasale Augenwand, temporale Augenwand und zentrales Fundusgebiet entnahm ich 5 x 5 grosse Netzhautstücke. Vor der Einbettung in Paraffin wurden diese geteilt. Eine Hälfte wurde zu Längs-, die andere zu Flachschnitten verarbeitet. Auf den Flachschnitten ermittelte ich die Zahl der Rezeptoren und die Zahl der Kernsäulen pro mm^2. An den Längsschnitten zählte ich die Zahl der Kerne pro Säule aus. Das Produkt aus Zahl der Kernsäulen und Zahl der Kerne pro Säule ergibt die Gesamtzahl der auf einem mm^2 vorhandenen Kerne.

IV. Ergebnisse

1. Morphologie des Galagoauges

Das relativ grosse Auge ist nahezu kugelförmig und im Bereich der Corneaskleralfurche etwas eingezogen (Tab. 1).

Tabelle 1

	grösster Durchmesser		
	opt. Achse	frontale Ebene	sagittale Ebene
rechter Bulbus	15,8	15,8 - 16,1	15,9 - 16,3
linker Bulbus	16,1	15,9 - 16,3	16,1 - 16,4

Die stark gewölbte Cornea ist so ausgedehnt, dass die Sklera nicht zu sehen ist (Abb. 1). Augenbewegungen sind daher nur bei der Untersuchung mit dem Augenspiegel deutlich zu erkennen. Die Iris ist gelb-braun pigmentiert. Die Pupille kann bis auf Punktgrösse geschlossen werden und öffnet sich schlitzförmig.
Die 200 µ (zentral) bis 240 µ (peripher) dicke Cornea nimmt nahezu 1/3 der Augenoberfläche ein (Abb. 1).

Die mächtige Linse nimmt im Sagittalschnitt etwa die Hälfte des Bulbusdurchmessers ein. Ihre Begrenzungsflächen weisen nahezu gleiche Krümmungsradien auf. Die Linse ist an ca. 85 Falten des Ziliarkörpers aufgehängt.
Die Ergebnisse der Messung der geometrischen Daten und der Brechzahlen des Galagoauges zeigen Tab. 2 und Tab. 3:

Tabelle 2

		a)	b)	c)	d)	MW +)
Cornea	r_{cv}	6,69	6,80	6,75	--	6,75
	d_1		ROHEN (1962)			0,2
	r_{ch}	$r_{ch} = r_{cv} - d_1$				6,55
Cornea-Linse	d_2	3,10	3,00	2,85	3,06	3,02
Linse	r_{lv}	4,50	4,70	4,55	--	4,60
	r_{lh}	4,65	4,70	4,60	--	4,60
	d_3	6,31	6,27	6,33	6,30	6,30
Linse-Retina	d_4	5,68	5,64	5,66	5,66	5,66
optische Achse	d	$d = d_1 + d_2 + d_3 + d_4$				15,17

+) a), b), c) sind die Mittelwerte aus je drei Messungen bzw. Konstruktionen auf drei 10-fach vergrösserten Fotografien; d) ist der Mittelwert aus drei mit dem Messokular gewonnenen Werten eines Auges. MW ist der Mittelwert aller Messungen.

Tabelle 3

Brechzahl		a)	b)	MW
Kammerwasser	n_2	1,336	1,336	1,336
Linse	n_3	1,417	1,416	1,42
Glaskörper	n_4	1,336	1,3355	1,336
Cornea	n_1	nach SCHOBER (1960)		1,378

2. Die Dioptrik und das Pupillenspiel des Galagoauges

Mit den angeführten Daten und Gleichungen wurden die Brechkräfte und die dazugehörigen Grössen eines schematischen Galagoauges berechnet (Tab. 4) und danach das in Abb. 1 dargestellte Augenschema entworfen.

Tabelle 4

Werte des schematischen Galagoauges.

Grösse		Brechkraft (dioptr.)	Betrag (mm)	Ort (Abst.v. S.in mm)
CORNEA-SYSTEM				
Vordere Corneafläche	D_{cv}	56	--	--
Hintere Corneafläche	D_{ch}	- 6,41	--	--
Gesamtbrechkraft	$D_{c}ges.$	49,65	--	--
Erster Hauptpunkt	h_{c1}	--	- 0,02	- 0,02
Zweiter Hauptpunkt	h_{c2}	--	- 0,024	- 0,02
Vordere Brennweite	f_{cv}	--	- 20,14	- 20,14
Hintere Brennweite	f_{ch}	--	+ 26,91	- 26,91
LINSENSYSTEM				
Vordere Linsenfläche	D_{lv}	49,78	--	--
Hintere Linsenfläche	D_{lh}	49,78	--	--
Gesamtbrechkraft	$D_{l}ges.$	89,59	--	--
Erster Hauptpunkt	h_{l1}	--	2,99	6,23
Zweiter Hauptpunkt	h_{l2}	--	- 2,99	6,55
Vordere Brennweite	f_{lv}	--	- 14,91	- 11,68
Hintere Brennweite	f_{lh}	--	14,91	24,44
GESAMTSYSTEM				
Brechkraft (emmetrop)	$D_{ges}(e)$	118,85	--	--
Brechkraft (myop)	D_{ges}	120,35	--	--
Erster Hauptpunkt	$h_{1}ges.$	--	3,48	3,46
Zweiter Hauptpunkt	$h_{2}ges.$	--	2,61	3,97
Vordere Brennweite	$f_{1}ges.$	--	- 8,30	- 4,63
Hintere Brennweite	$f_{2}ges.$	--	11,10	15,07

Bei der hohen Gesamtbrechkraft von 120 dioptr. kann die Streuung der Messwerte mit $\pm$ 5 dioptr. vernachlässigt werden.

Da die Werte für das schematische Auge nur von einem Galagoauge stammen, wurde zur Kontrolle in der Augenklinik Tübingen mit Hilfe eines HELMHOLTZ-Ophtalmometers die Brechkraft der Cornea-Vorderfläche an vier Galagos in der Äquatorialebene und in der Ebene des Null-Meridians gemessen (Tab. 5).

Tabelle 5

Galago	Auge	Richtung	Brechkr. (D_{cv})	Radius (r_{cv})
Nr. 6	re	horiz.	55,2	6,85
		vert.	55,2	6,85
	li	horiz.	55,75	6,78
		vert.	56,25	6,73
Nr. 7	re	horiz.	55,2	6,85
		vert.	55,2	6,85
	li	horiz.	55,2	6,85
		vert.	55,2	6,85
Mittelwerte aller Augen			55,4	6,83
Durch Konstruktion ermittelter Wert			56	6,75

Die Formel $r_{cv} = \frac{n - n_1}{D_{cv}}$ erlaubt, den Krümmungsradius der Corneavorderfläche zu berechnen. Wie Tab.5 zeigt, stimmen die durch Konstruktion und durch Messung der Brechkraft ermittelten Werte gut überein. Die geringe Abweichung von 0,6 dioptr. kann vernachlässigt werden.

Der Vergleich zwischen den Refraktionen der horizontalen und vertikalen Meridiane zeigt, dass der Hornhautastigmatismus gering ist.

Mit einer Brechkraft von 120 dioptr. ist der optische Apparat des Galagos sehr kurzbrennweitig und

besitzt dadurch grosse Schärfentiefe. Das Linsensystem liefert den Hauptanteil der Gesamtrefraktion. Zusammen mit der tiefen Vorderkammer hat dies zur Folge, dass die Kardinalpunkte tief im Auge liegen. Die Folge davon sind kleine, lichtstarke Netzhautbilder.

Die Pupille des Galagoauges.

Das Spiel der Pupille ist innerhalb gewisser Grenzen für die Konstanz der Netzhauthelligkeit, für die Lichtstärke und die Tiefenschärfe des dioptrischen Apparates massgebend. Es war daher wichtig, die Veränderung der Pupillengrösse bei verschiedener Beleuchtung zu kennen (Abb. 2).
Der durch die Hornhaut gesehene (scheinbare) Pupillendurchmesser (d_p) ändert sich zwischen 1,1 mm bei 1030 Lux und 8,5 mm bei 10^{-1} Lux (2 mm bei 10^{+4} lx und 8 mm bei 4×10^{-3} lx). +)
Die Änderung folgt dabei der Gleichung

$d_p = -2{,}5 \lg E + 7{,}4$ $\quad$ ($d_p = -0{,}913 \lg E + 5{,}8$)

(E / Hornhautbeleuchtungsstärke in Lux).

Die relative Netzhauthelligkeit ändert sich beim Galago zwischen $8{,}5^2$ und $1{,}1^2$, also im Verhältnis 65 : 1 (Mensch 8^2 und 2^2, also 64 : 4).
Die Lichtstärke (2r : $f_1$ges.) des optischen Apparats bei maximal geöffneter Pupille ist:
8,5 : 8,31 = 1 : 0,98 (Mensch 8 : 17,06 = 1 : 2),
bei maximal geschlossener Pupille:
1,1 : 8,31 = 1 : 7,55 (Mensch 2 : 17,06 = 1 : 8,5).
Die Lichtstärke des Auges kann sich also zwischen den Blendenwerten 0,98 und 7,55 (2 und 8,5) verstellen.

+) In Klammern sind die Werte für den Menschen angegeben.

3. Die Histologie der Retina und das Fundusbild

Ein Schnitt durch die Retina (Abb. 3) zeigt, dass die reizaufnehmende Schicht nur aus sehr dicht stehenden Stäbchen besteht. Die zu diesen Sehzellen gehörenden Zellkerne sind säulenartig übereinander gelagert und bilden die mächtige äussere Körnerschicht. Die innere Körnerschicht ist im Verhältnis zur äusseren Körnerschicht nur wenig mächtig. Auf die innere plexiforme Schicht folgt eine einreihige Schicht von Ganglienzellen, die im zentralen Fundusbereich mehrschichtig wird und deren Neuriten die Optikusfaserschicht bilden.
Die Auszählung ergab, dass die Zahl der Stäbchen und die Zahl der Kerne übereinstimmten (Tab. 6).
Die retinale Summationsverschaltung kann damit durch das Verhältnis

Anzahl der Körner in der äusseren Körnerschicht : Anzahl der Optikusganglienzellen

ausgedrückt werden.
Für die Zahlenverhältnisse des Galagoauges ermittelte ich die in Tab. 6 angegebenen Werte. Die grosse Zahl der Kerne der Rezeptoren und die vergleichsweise dazu geringe Anzahl der Optikusganglien weisen auf eine hohe Reizsummation in der Galago-Retina hin.

Das Fundusbild des Galagoauges (erweiterte Pupille).

Der Galago besitzt ein goldgelb-reflektierendes Tapetum. Die schwach pigmentierte, grosse zentrale Fläche des Hintergrundes lässt in ziemlich regelmässiger Anordnung zahllose schwarze Pigmentflecken erkennen.
Die Fundusperipherie ist mit scharfer Grenze gegen das Tapetum horizontal durch dunkelbraun-rötliches Pigment abgegrenzt. Nasal ist die Grenze gegen die Peripherie in viele Pigmentflecken aufgeteilt.

Tabelle 6

	Fundus	nasale Augenwand	temporale Augenwand	Peripherie
Zahl der Rezeptoren	884.520±93.312	777.600±48.600	800.280±41.148	230.000±20.600
Zahl der äusseren Körner	901.692±48.600	745.200±40.986	810.000±40.500	220.000±31.680
Rezeptoren: Optikusganglien	19:1	33:1	26:1	40:1
Zahl der Rezeptoren +)	774.400	---	---	200.000
Rezeptoren: Optikusganglien +)	11,9:1	---	---	30:1

+) Von ROHEN und CASTENHOLZ (1967) unter Vorbehalt angegebene Werte.

Der schwarz pigmentierte Blinde Fleck entlässt zahlreiche prall gefüllte Zentralgefässe (Abb. **4**), welche in teilweise asymmetrischer Anordnung ausstrahlen. Grössere Gefässe strahlen nach oben und unten, etwas weniger grosse nach nasal und noch etwas dünnere nach temporal aus.

Die feinen, nach temporal ziehenden Gefässe weisen einen relativ geraden Verlauf auf. Sie vermeiden einen zentralen Retinabereich, so dass man dort eine Area vermuten möchte (ROHEN und CASTENHOLZ, 1967). Sie liess sich jedoch histologisch und ophtalmoskopisch nicht nachweisen. Einen Hinweis lieferte ein zentraler, beidäugiger Retinadefekt, der bei einem alten Tier an dieser ausgezeichneten Stelle auftrat (Abb. **5**).

V. Diskussion

Durch die Änderung der Pupillenweite des Galagoauges kann die Lichtstärke ($2r : f_{ges.}$) des dioptr. Apparats zwischen den Blendenwerten 0,98 und 7,55 variieren, während die des menschlichen Auges zwischen 2 und 8,5 verstellt werden kann. Der Galago erreicht also eine wesentlich höhere Lichtstärke, kann aber nur knapp so weit abblenden wie der Mensch. Das Galagoauge erscheint so an das Dämmerungssehen angepasst. Das liegt nicht nur an der grösseren Maximalweite der Pupille, sondern vor allem an der kurzen Brennweite.

Im menschlichen Auge stellt die Cornea mit 43 dioptr. den Hauptanteil der Gesamtbrechkraft von 59 dioptr. Die Linse, die nur über eine Maximalbrechkraft von 19 dioptr. verfügt, ist daher als ein Apparat zur Feineinstellung zu werten. Dieser wird benötigt, da einmal die Tiefenschärfe bei einer Brechkraft von 59 dioptr. im Verhältnis zum Galagoauge (120 dioptr.) nicht sehr hoch ist, und zum anderen die grosse Sehschärfe eine exakte Bildeinstellung erfordert.

Die Cornearefraktion ist beim Galagoauge mit 150 Dioptrien nur wenig grösser als beim Menschen. Die Linsenbrechkraft ist aufgrund der viel kürzeren Augenachse (Galago 15 mm, Mensch 24 mm) mit 95 dioptr. fast 5 mal so hoch wie die des Menschen.

Ein derart kurzbrennweitiges Auge kann auf einen Akkomodationsmechanismus verzichten. Ob ein solcher Mechanismus existiert oder nicht, kann vom morphologischen Befund her nicht entschieden werden (vergl. S. **30**).

Hinsichtlich der Summationsverhältnisse in der Retina ordnet sich der Galago gut unter die bisher untersuchten Nachttiere ein (Tab. 7). Ein Sehschärfeverlust, der bei der hohen Summation zu erwarten wäre, wird durch eine besonders hohe Rezeptorendichte ausgeglichen.

Tabelle 7

	Rez.Zahl (zentr.Fundus) bzw.Areazentrum	Repräsentation	Autor
Pteropus giganteus	672.000	1 : 275	NEUWEILER 1962
Galago senegalensis	884.500	1 : 19	diese Arbeit
	(774.000)	(1 : 12; Area)	(ROHEN et al 1967)
Tyto alba	400.000	1 : 15	OEHME 1961
Tarsius bancatus	400.000	1 : 8	ROHEN
Tupaia glis +)	444.100	1 : 0,5	et al. 1967

+) Tagtier

Die ophtalmoskopisch vermutete Area beim Galagoauge wurde durch ROHEN et al. (1967) histologisch beschrieben.

VI. Betrachten wir die Kennzeichen des Galagoauges, so ergibt sich folgendes Bild:

Das Auge ist in der Orbita beweglich und ermöglicht daher ein beidäugiges Fixieren (Area).
Die Brechkraft des mit -1,5 dioptr. schwach myopen Auges beträgt 120 dioptr.. Das Galagoauge stellt damit ein sehr kurzbrennweitiges System mit grosser Tiefenschärfe dar, das kleine helle Netzhautbilder erzeugt.

Die stark gewölbte Cornea (r = 6,75 mm) nimmt mit 125° ein Drittel der Bulbusoberfläche ein. Ihre Brechkraft beträgt 50 dioptr. Die bikonvexe, gleichmässig gekrümmte Linse nimmt fast die Hälfte des Bulbusdurchmessers entlang der optischen Achse ein. Sie erbringt mit einer Brechkraft von 90 dioptr. 3/4 der Gesamtbrechkraft des Auges.

Der scheinbare Pupillendurchmesser (dp) kann zwischen 1,1 mm (1030 lx) und 8,5 mm (0,1 lx) verstellt werden. Er folgt der Beleuchtungsstärke am Auge nach der Beziehung $dp = 2{,}5 \lg E + 7{,}4$. Die "Lichtstärke" ($2r:f_{ges}$) des Auges beträgt bei maximal geschlossener Pupille 1 : 7,55, bei maximal geöffneter Pupille 1 : 0,98. Die relative Änderung der Netzhauthelligkeit beträgt 65 : 1.

Die Netzhaut ist eine reine Stäbchennetzhaut. Sie besitzt eine Sehzellendichte von 884.000 im zentralen Fundus und von 230.000 in der Peripherie. Die morphologische Repräsentation von Sehzellen : Ganglienzellen beträgt im Fundusgebiet 19 : 1, in der Peripherie 40 : 1.

B. Untersuchung der Leistungen des Galagoauges

Morphologisch zeigt das Galagoauge gute Anpassungen an das Sehen bei geringen Helligkeiten. Für die Fragen nach seiner Leistung können die morphologischen Grundlagen nur Anhaltspunkte geben, die experimentell zu sichern sind.
Ich untersuchte daher das Helligkeitsunterscheidungsvermögen und die Sehschärfe bei verschiedenen Adaptationszuständen sowie das Farbensehen und die Akkomodation.

Eine Futterdressur auf optische Anweiser gelingt bei den Galagos gut, wenn man im Arbeitsraum für Ruhe sorgt und in der Versuchsapparatur die Möglichkeit zum Springen und Klettern einschränkt.

I. Methodik

a) Lichtmessung

Die mittlere Beleuchtungsstärke der Cornea ist von der Stärke der Lichtquelle und vom Reflexionsvermögen der betrachteten Fläche abhängig. Beide Grössen werden durch die Leuchtdichte, gemessen in Apostilb (asb), erfasst. Zur Messung dieser Grösse stand mir ein Leuchtdichtemesser nach BECHSTEIN aus der Universitäts-Augenklinik Tübingen zur Verfügung.

Für den Adaptationszustand und die Empfindlichkeit des Auges ist auch die spektrale Strahldichteverteilung massgebend. Sie muss daher im Versuch in allen Helligkeitsbereichen gleich sein. Zur Ausleuchtung des Versuchsapparats wurden zweierlei Lichtquellen verwendet:

aa) Leuchtstoffröhren (Osram-L 40 W/20 psx; 40 W 25 mmy; 40 W/25 kmz). Die Regelung der Helligkeit im Versuchskäfig erfolgte hierbei durch mechanische Blenden.

bb) Kleinbildprojektoren (LEITZ-Pradovit n 24 und BRAUN-Paximat mit 150 W Hochspannungslampe). Hier wurde die Helligkeit mittels Neutralgraufiltern (Fa.SCHOTT & Gen.) herabgesetzt, die mir aus der Universitäts-Augenklinik Tübingen zur Verfügung standen. Ein Satz Filter schwächte in logarithmischen Dekaden ($10^{-1}/10^{-2}/10^{-3}/10^{-4}$), ein zweiter um je 1/5 logarithmischer Dekade (0,63/0,4/0,25/0,16). Zwischenstufen liessen sich durch Kombinieren der Filtersätze erreichen.

b) Die Dressur-Apparaturen

aa) Der Dressurkäfig bestand in der Grundausführung (Abb. 6) aus einem 160 x 60 x 40 cm grossen Kasten aus Hartfaserplatten, dessen Decke mit Transparentpapier bespannt war. An der einen Stirnwand befand sich der Einlass für das Tier, ihr gegenüber war eine Anweiserplatte angebracht. Diese bestand aus einer mit weissem Karton bespannten Kunststoffplatte, in der zwei Öffnungen ausgespart waren, durch die die Anweiser für das Tier sichtbar waren. Dicht am Boden befand sich unter jedem Anweiser ein Futterkläppchen.
Eine Zwischenwand mit einem verschliessbaren Durchlass teilte den Dressurkäfig in den Dressurraum und einen kleineren Aufenthaltsraum. Der Dressurraum wurde durch eine Wand in zwei Gänge aufgeteilt. Zwei schräge Seitenwände brachten das Tier zum Entscheidungspunkt (E) mitten vor den Anweisern.
Auf den Dressurkäfig war ein Beleuchtungskasten aufgesetzt, der 8 Leuchtstoffröhren enthielt. Beleuchtungskasten und Dressurraum waren weiss gespritzt. Zusammen mit der Decke aus Transparentpapier liess sich eine gleichmässige Ausleuchtung der Versuchsapparatur erzielen. In dieser Form wurde die Anlage für die Prüfung auf Helligkeitsunterscheidungsvermögen und auf Farbensehen verwendet.

bb) Um den Einfluss von Adaptationszustand, Leuchtdichte und Grösse des Prüfzeichens untersuchen zu können, wandelte ich die Grundapparatur ab. Die neue Anordnung (Abb. 7) lehnte sich im Grundgedanken an Versuche von Frau Prof. Dr. AULHORN (1964) von der Universitäts-Augenklinik Tübingen an.

Die Lichtquellen (LQ) befanden sich nicht mehr über dem Versuchsraum, sondern seitlich davon. Mit einem Schieber liess sich die im Versuchsraum herrschende Helligkeit von 20 asb bis 10^{-3} asb, der unteren Messgrenze des Leuchtdichtemessers, variieren.
Das Tier wurde durch einen 1,50 m tiefen Graben gezwungen, von einem bestimmten Punkt (E) aus auf Aufsprungbrettchen (AU) unterhalb der Anweiser zu springen. Die Wahlentfernung wurde auf 80 cm festgelegt. Die tatsächliche Entfernung des Absprungpunktes (E) von der Anweiserwand betrug 87 cm. Die Tiere beugten sich aber bei der Wahl immer etwa 7 cm vor, so dass für die Berechnung der Prüfzeichengrösse eine Entfernung von 80 cm angenommen wurde.

Die wichtigste Änderung betrifft die Anweiserwand (AW): Sie bestand aus einer Holzplatte, die mit weissem Papier (Pw) bespannt war. In zwei Aussparungen (AS) konnten Blechschablonen eingefügt werden. In diese waren kreisförmige Öffnungen unterschiedlichen Durchmessers als Prüfzeichen eingestanzt.

Wurde nun die Wand mittels eines Projektors (P,BRAUN-Paximat) angestrahlt, so sah das in E sitzende Tier inmitten eines homogenen Umfeldes einen hellen Kreis. Die Helligkeit des Umfeldes entsprach dabei dem Adaptationszustand. Der Kreis war für das Tier der positive Anweiser. Auf der anderen Seite, wo eine Schablone ohne Aussparung angebracht war, erschien das Umfeld einheitlich.
Mit diesem Versuchsaufbau untersuchte ich das Leuchtdichteunterscheidungsvermögen der Galagos bei Adaptationszuständen bis herab zu 10^{-3} asb.

cc) Für Leuchtdichten unter 10^{-3} asb musste ich die Apparatur nochmals umbauen (Abb. 8):
Der Versuchsraum wurde mit einem zweiten Projektor (P_2) beleuchtet. Durch Einschalten von Filtern in den Strahlengang dieses Projektors (LEITZ-Pradovit n 24) liessen sich Leuchtdichten der Anweiserwand bis herunter zu 10^{-5} asb erreichen.
Noch tiefere Adaptationszustände konnte ich nicht erreichen, da hierzu die Zahl der auf zwei Projektoren aufgeteilten Filter nicht ausreichte.

Mit dieser Versuchsanordnung prüfte ich das Leuchtdichteunterscheidungsvermögen von Galago und Mensch für ein Prüfzeichen von 193,5'.

dd) Für die Untersuchung der Sehschärfe mit Hilfe von Streifenmustern wurde die Apparatur wieder mit der ursprünglichen Anweiserwand versehen.

c) Anweiser

1. Die Anweiser (Graustufen, Streifenmuster) stellte ich auf fotografischem Wege durch verschieden langes Belichten von Agfa-Agepe-Papier her. Von jedem wurden mehrere Exemplare auf Hartfaserplatten aufgezogen, die sich in Rahmen hinter den Aussparungen in der Anweiserwand einschieben liessen.

2. Für die Farbdressuren verwandte ich käufliche Kartons mit roten, gelben, grünen und blauen Pigmentfarben. Negativmuster waren Grautafeln unterschiedlicher Helligkeit.

3. Als Prüfzeichen zur Bestimmung des Minimum separabile bei verschiedenen Adaptationszuständen dienten senkrechte Schwarz-Weiss-Zäune unterschiedlicher Streifenbreite, die mit Hilfe eines Linienrasters (Klimsch-Kopierfilm Nr. 110, Fa. Klimsch & Co., Ffm.) auf Agfa-Agepe-Papier kopiert wurden. Negative Anweiser (5^{o} x 5^{o}) waren feingerasterte Linienmuster und Graustufen, deren relativer Weissgehalt bei 50 % lag. Damit waren im Grenzfall, wenn das Streifenmuster des Positivanweisers nicht mehr aufgelöst wurde, die Leuchtdichten von Positiv- und Negativanweiser gleich.

Die Leuchtdichtedifferenz zwischen schwarzen und weissen Streifen (Kontrast) der Anweiser lag fest,

der Adaptationszustand und die Streifenbreite der Anweiser waren variabel.

Zwischen Leuchtdichte (asb) und relativem Weissgehalt (in %) besteht ein linearer Zusammenhang. Ordnet man dem weissen Anweiser mit einer Leuchtdichte von 520 asb einen relativen Weissgehalt von 100 % zu und dem dunkelsten, mit obigem Verfahren hergestellten Anweiser mit 40 asb einen von 0 %, so lässt sich für jede Graustufe der relative Weissgehalt (%) angeben, sofern ihre Leuchtdichte in asb bekannt ist.

d) Statistische Bearbeitung der Ergebnisse

Die Anzahl der Läufe wurde tabellarisch erfasst und nach den statistischen Tafeln von S. KOLLER (1940) ausgewertet. Für 60 Läufe wird mindestens eine statistische Sicherheit von 72 % Richtigläufen gefordert. Der Wechsel der Anweiser wurde nach einer Zufallstabelle vorgenommen, wobei der positive Anweiser maximal 4 mal hintereinander an derselben Stelle erschien (Helligkeitsunterscheidungsvermögen, Farbensehen, Sehschärfeprüfung, Akkomodation).

Bei der Untersuchung des Farbensehens wurden die Graustufen in gleitender Skala gewechselt, bis das Tier häufig Farbtafel und Graustufe verwechselte. In diesem Bereich wurden nun die für die Statistik benötigten 60 Läufe durchgeführt.

Die Untersuchung des Leuchtdichteunterscheidungsvermögens bot den Tieren eine einfache Wahlsituation. Aus diesem Grund und aufgrund eindeutiger Verhaltensweisen ging ich zu einer anderen Sicherung über, indem ich festlegte, dass ein Tier das Zeichen sicher erkannt hat, wenn dies von ihm bei zufallsgemässem Wechsel des Zeichens 5 mal hintereinander richtig gewählt wird.

II. Ergebnisse

a) Helligkeitsunterscheidung

Um die Eignung der Tiere für eine Dressur auf optische Anweiser zu prüfen, sollten die Tiere Nr. 1 bis 4 (ein Weibchen, drei Männchen) lernen, aus 110 cm Entfernung zwischen zwei Graustufen verschiedener Helligkeit zu unterscheiden. Die Helligkeit der Anweiserwand betrug 540 asb.

Dressurablauf: Etwa eine halbe Stunde vor Beginn der Dressur setzte ich das Tier in den Aufenthaltsraum ein, damit es sich hier an die herrschenden Lichtverhältnisse adaptieren konnte. Anschliessend öffnete ich die Klappe in der mittleren Trennwand. Nach kurzer Zeit kam das Tier heraus und lief auf einen Anweiser zu. Wählte das Tier positiv, so erhielt

es durch die Futterklappe einen Mehlwurm, bei einer negativen Wahl musste es an den Entscheidungspunkt zurückkehren und in den anderen Gang überwechseln. Anschliessend liess ich die Abdeckplatte herab und tauschte die Anweiser aus, worauf sich das Tier in seinen Aufenthaltsraum zurückzog.
Diesen Vorgang, das Vorgehen des Tieres zu einem Muster und sein Zurückkehren in den Aufenthaltsraum, bezeichne ich im folgenden als einen Lauf.
Im Mittel liessen sich so pro Tag und Tier etwa 70 Läufe erzielen.

Die Dressur begann mit der Aufgabe: Schwarz (0 % rel. Weissgehalt) gegen Weiss (100 % rel. Weissgehalt). Die Tiere durften zunächst aus beliebiger Entfernung wählen. Zu Beginn der Dressur richtete sich der Wechsel der Anweiser nach dem Verhalten der Tiere, um Seitenstetigkeiten abzudressieren. Sowie die Tiere ihre Aufgabe begriffen hatten, wurde der Wechsel des Anweisers nach der Zufallsverteilung vorgenommen. Liefen die Tiere hier statistisch sicher, so wurde die Wahlentfernung auf 110 cm festgelegt. Obwohl die Galagos ihre Aufgabe bald beherrschten, liess ich jedes Tier zur Erhöhung der Laufsicherheit noch mindestens 1.000 Läufe machen, ehe ich zu schwierigeren Aufgaben überging.

Da die Tiere den dunkleren Anweiser bevorzugten, behielt ich Schwarz als positiven Anweiser bei und ersetzte den weissen durch immer dunklere Graustufen, bis die Zahl der Richtigwahlen an die Grenze der statistischen Sicherheit absank.

Tier Nr. 1, ein älteres Männchen, versagte bei schwierigen Aufgaben und arbeitete schliesslich überhaupt nicht mehr, so dass es aus der Dressur ausscheiden musste. Wie sich bei der Skiaskopie zeigte, hatte das Tier einen Defekt in der Area (Abb. *5*).

Die Versuche ergaben, dass das Unterscheidungsvermögen für Graustufen unterschiedlicher Helligkeit am dunklen Ende der Grauskala am besten ist (Tab. 8). Es entspricht damit zu einem gewissen Grade den Voraussagen der WEBER-FECHNERschen Regel.

b) Das Leuchtdichteunterscheidungsvermögen

Der Untersuchung des Helligkeitsunterscheidungsvermögens mit Grautafeln haftet eine Reihe methodischer Fehler an (mehrere Kontraste, unterschiedliche lokale Netzhautadaptation durch hellen und dunklen Anweiser, schwierige psychologische Situation der Versuchstiere etc.).

Tabelle 8

	Galago Nr. 2		Differenz		Galago Nr. 3		Differenz		Galago Nr. 4		Differenz	
	PA	NA	NA	PA	PA	NA	NA	PA	PA	NA	NA	PA
1. Weissbereich												
asb:	381/89	- 520	131/139		361/65	- 520	155/59		319	- 520	190	
% WG:	71/73	- 100	27/29		67/68	- 100	32/33		58	- 100	42	
2. Heller Graubereich												
asb:	225/231	- 319	84/88		225/31	- 319	84/88		225/31	- 340	109/115	
% WG:	38/41	- 58	17/20		38/41	- 58	17/20		38/41	- 65	24/27	
3. Dunkler Graubereich												
asb:	125/128	- 177/183	49/58		125/128	- 177/183	49/58		108/112	- 177/83	68/72	
% WG:	17/18	- 28/30	10/13		17/18	- 28/30	10/13		14/16	- 28/30	12/16	
4. Schwarzbereich												
asb:	40/41	- 66/70	25/30		40/41	- 66/70	25/30		40/41	- 78	37/38	
% WG:	0	- 5/6	5/6		0	- 5/6	5/6		0	- 7/8	7/8	

PA = positiver Anweiser, NA = negativer Anweiser

Ein von AULHORN (1964) angegebenes Verfahren erwies sich als viel günstiger. Dabei wird das Leuchtdichteunterscheidungsvermögen geprüft:

Ein lichtschwaches Objekt kann sich im Blickfeld befinden, ohne dass es bemerkt wird, weil die Differenz (Kontrast) zwischen seiner Leuchtdichte und der des Umfeldes zu gering ist. Steigert man nun die Leuchtdichte des Objekts, so kommt man an eine Schwelle, bei der das Objekt wahrgenommen, seine Form aber noch nicht erkannt werden kann.

Diese Schwellenleuchtdichte ist bei der gewählten Versuchsanordnung abhängig von Netzhautort, Prüfzeichengrösse (Kreis) und Adaptationszustand.

Im Versuch hatte das Tier nur nach einem hellen Kreis zu springen und nicht den schwierigen Vergleich zweier auseinanderliegenden Flächen auf ihren Helligkeitsunterschied durchzuführen. Die Einfachheit dieser Versuchssituation zeigte sich darin, dass die Tiere ihre Aufgabe rasch lernten (Abb. 9) und dann nahezu fehlerfrei liefen.

Ein gutes Kriterium zur Beurteilung, ob ein Galago das Prüfzeichen erkannt hatte, lag in seinem Verhalten. Kam man an die Schwellenleuchtdichte heran, so wählte das Tier immer zögernder. Konnte es sich nun trotzdem nicht für eine Seite entscheiden, so fing es an zu maunzen. Häufig ging es dann zum Wassernapf zurück und trank, ehe es beim zweiten Anlauf zu irgendeinem Anweiser sprang.

Zu Beginn eines jeden Versuches liess ich die Tiere bei hohem Kontrast 10 - 20 Läufe machen. Liefen sie genügend sicher, so wurde die Leuchtdichte des Kreises vermindert bis zu der Schwelle, an der das Tier nicht mehr imstande war, das Zeichen 5 mal hintereinander richtig zu wählen.
Als Beispiel habe ich die Ergebnisse von Tier Nr. 7 herausgegriffen (Tab. 9).

Mit zunehmender Dunkeladaptation ergibt sich:

1. Die Kurven verschieben sich nach links:
   Das Galagoauge braucht für Prüfzeichen gleicher Grösse einen umso geringeren Leuchtdichteunterschied, je tiefer der Adaptationszustand liegt. Es wird also mit zunehmender Dunkeladaptation empfindlicher.
2. Die Steigung der Kurven nimmt mit abnehmender Prüfzeichengrösse zu. Die Zunahme der Empfindlichkeit für grosse Sehzeichen steigt rascher an als für kleine.

Tabelle 9

Versuchstier Nr. 7, Umfeld 0,001 asb, Kreisdurchmesser 25 mm = 107,25′:

Filterfaktor	Zahl der Läufe	Zahl der Fehler	Verhalten des Versuchstieres
0,1	15	-	-
0,01	8	-	-
0,001	5	-	-
0,0004	5	-	-
0,00025	5	-	-
0,00016	10	-	maunzt, 2 x zum Trinken
0,0001	15	9	nicht mehr unterschieden

Grenze: 0,00016

Die Ergebnisse aus diesen Versuchen zeigt Abb. 10 .

3. Der Abstand zwischen den Kurven verkleinert sich mit abnehmendem Adaptationszustand: Die Zunahme der Empfindlichkeit für die Wahrnehmung von Leuchtdichteunterschieden strebt einem Endwert zu.
4. Die einzelnen Kurven streben keinem Endwert zu, d.h. die Prüfzeichen können in weitem Bereich beliebig verkleinert werden, sie müssen nur ausreichend hell sein.

Verwendet man statt der absoluten Leuchtdichtedifferenz $(L_2 - L_1)$ zwischen Anweiserwand (L_1) und Anweiser (L_2) die relative Leuchtdichtedifferenz

$$\frac{L_2 - L_1}{L_1}$$

so ergibt sich, dass mit steigender Prüfzeichengrösse bei gleichem Adaptationszustand die relative Unterschiedswelle abnimmt (Tab. 10 senkrechte Spalten). Bei gleichbleibender Prüfzeichengrösse, aber abnehmendem Adaptationszustand, bleibt die relative Unterschiedsschwelle gleich oder sie nimmt zu (Tab. 10 waagerechte Spalten).

Tabelle 10

Mittelwerte von Tier Nr. 5,6,7	Ø Sehzeichen (mm)	Adaptationszustände (asb)				
		10	1	0,1	0,01	0,001
	1	-	-	40	88	660
	1,8	2,9	10,3	13,75	33	165
	3,1	2,9	3,3	3,3	8,8	40
	5	1,4	2,2	2,2	4,0	10,45
	10	0,7	0,88	0,88	1,03	4,77
	15	0,55	0,55	0,55	0,67	1,65
	25	0,22	0,29	0,33	0,33	0,66
	35		0,17	0,17	0,26	0,44

Vergleicht man die für die absolute und die relative Unterschiedsschwelle gefundenen Ergebnisse, so ergibt sich (Tab. 11):

Tabelle 11

Variable	Unterschiedsschwellen absolute	relative
Vergrösserung des Prüfzeichens	Abnahme	Abnahme
Umfeldleuchtdichte (dunkel → hell)	Zunahme	Gleichbleiben oder Abnahme

Absolute und relative Unterschiedsschwellen ändern sich:

a) gleichsinnig bei Vergrösserung des Prüfzeichens,

b) gegensinnig bei Helladaptation.

c) Überprüfung von Reizgesetzen

Die Ergebnisse der Leuchtdichteuntersuchung boten Gelegenheit, nach Beziehungen zwischen Prüfzeichengrösse und der hierfür benötigten Leuchtdichtedifferenz zu suchen.

Ich prüfte die Übereinstimmung der Ergebnisse mit Formeln, die PIPER (1875) und RICCO (1903) für das

menschliche Auge angeben. Nach PIPER ist das Produkt aus Leuchtdichte und Reizfelddurchmesser ($\sqrt{F} \times L$), nach RICCO das Produkt aus Leuchtdichte und Reizfläche ($F \times L$) konstant.
In Abb. 11 sind diese Kurven für das Galagoauge für Adaptationszustände von 10^{-3}, 10^{-1} und 1 asb dargestellt. Es zeigt sich, dass die Bedingungen von RICCO und PIPER nicht erfüllt werden, sonst müssten die Kurven parallel zur Ordinate verlaufende Geraden darstellen.

Stellt man die Ergebnisse den Resultaten gegenüber, die von AULHORN (1964) für die menschliche Retina ermittelt wurden, so ergeben sich keine qualitativen Unterschiede. Hinsichtlich der Lichtunterschiedsempfindlichkeit verhält sich also die reine Stäbchennetzhaut des Galagoauges wie die gemischte Retina des Menschen.

d) Vergleich des relativen Leuchtdichteunterscheidungsvermögens von Galago und Mensch.

Ich habe nun in der beschriebenen Versuchsapparatur eine Versuchsperson mitgeprüft. Der Vergleich zwischen Mensch und Galago ergibt folgendes (Abb. 12):

Bei einer Helladaptation von 10 asb ist das menschliche Auge bei grossen und kleinen Prüfzeichen leistungsfähiger als das des Galago. Bei geringen Lichtintensitäten ist bei kleinen Prüfzeichen die Überlegenheit des menschlichen Auges geringer, und für grössere Prüfzeichen ab 15 mm Ø und von Adaptationszuständen zwischen 10^{-1} und 10^{-2} asb an wird die Lichtunterschiedsempfindlichkeit des Galagoauges der des menschlichen Auges zumindest ebenbürtig.

Die unterschiedlichen Leistungen von Mensch und Galago im Hellbereich (grosse Differenz) und im Dämmerungsbereich (kleine Differenz) zeigen, dass die Empfindlichkeit des Galagoauges mit zunehmender Dunkeladap-

tation schneller zunimmt als die des Menschen.
Es war daher zu erwarten, dass bei Adaptationszuständen unter 10^{-3} asb der Galago möglicherweise über ein besseres Helligkeitsunterscheidungsvermögen als der Mensch verfügt.

Ich prüfte nun das Leuchtdichteunterscheidungsvermögen von Galago und Versuchsperson für ein Prüfzeichen von 35 mm Ø (193,5') bei Adaptationszuständen bis zu 10^{-5} asb.
Hier zeigte sich, dass der Galago bei Leuchtdichten unter 10^{-3} asb ein besseres Leuchtdichteunterscheidungsvermögen hat als der Mensch (Abb.13).

e) Die Prüfung des Farbensehens

Ein Farbensehen konnte, wie für eine reine Stäbchenretina zu erwarten war, nicht nachgewiesen werden (Tab. 12).

Tabelle 12 (Galago Nr. 5

Farbmuster positiv	Graustufe negativ (% WG)	Anzahl der Läufe	Anzahl der Richtigwahlen (%)
Hellrot	- 100	72	94
Hellrot	- 38/41	26	77
Hellrot	- 28/30	78	60
Gelb	- 14/16	52	96
Gelb	- 71/73	78	52
Grün	- 100	57	96
Grün	- 38/41	50	52
Grün	- 67/67	49	61
Blau	- 100	52	98
Blau	- 17/18	52	59

f) Die Prüfung der Sehschärfe

Der Versuch, die Galagos auf die Unterscheidung eines Kreises von einem flächengleichen Quadrat zu dressieren, gelang selbst nach 1/2jähriger Dressur nicht. Zur Sehschärfenprüfung konnte daher nur die Unterscheidung von Streifenmustern herangezogen werden.

Die mit Streifenmustern bestimmte maximale Sehschärfe des Galagoauges betrug 6,8′ bei einem relativen Kontrast zwischen den schwarzen und weissen Streifen des Anweisers von 1 : 10 und einer Adaptationshelligkeit von 20 asb. Sie konnte auch durch Erhöhung der Adaptationshelligkeit auf 50 asb nicht verbessert werden.

Die Sehschärfekurve sinkt in Abhängigkeit von Adaptationszustand und Leuchtdichte des Anweisers von 6,8′ bei 10 asb auf 64,3′ bei 2×10^{-7} asb ohne Knick ab (Abb. 14).

Ausserdem prüfte ich noch die maximale Sehschärfe des Galagoauges für waagerechte Streifenmuster. Hierbei ergab sich kein anderer Visus.

Vergleicht man die für Mensch und Galago gefundenen Sehschärfen, so zeigt sich, dass die Sehschärfe des Menschen bis herab zu Adaptationszuständen von 2×10^{-5} asb diejenige des Galagos immer übertrifft. Erst bei tieferen Adaptationszuständen tritt die Überlegenheit des Galagoauges in Erscheinung. Während sich für den Menschen hier keine Sehschärfewerte ermitteln liessen, konnte der Galago im Grenzfall bei 2×10^{-7} asb eine Streifenbreite von 64,3′ erkennen. Bei noch tieferen Adaptationszuständen blieb auch für ihn eine Sehschärfeprüfung mit Streifen bis zu 3,5° erfolglos.

Aus den Sehschärfewerten errechnete ich nach der Gleichung $G = \operatorname{tg} w \times f_{ges.}$ die entsprechenden retinalen Bildgrössen (Tab. 13).

(G = Grösse des retinalen Netzhautbildes, w = Sehwinkel, $f_{ges.}$ = vordere Brennweite des Galagoauges)

Tabelle 13

Adaptationszustand (asb)	20	2	$2x10^{-1}$	$2x10^{-2}$	$2x10^{-3}$	$2x10^{-4}$	$2x10^{-5}$	$2x10^{-6}$	$2x10^{-7}$
Streifenbreite (mm)	1,6	1,6-1,8	2,1	2,9	3,3	5,2	8	11	15
Visus	0,15	0,13-0,15	0,12	0,08	0,07	0,045	0,03	0,02	0,016
Sehschärfe (Minuten)	6,8	6,8-7,8	8,6	12,48	14,2	22,4	34,48	47,4	64,3
Retinale Bildgrösse (/u)	16	16-18	20	30	34	54	80	114,3	155,8

Der Durchmesser des Areagebietes beträgt nach ROHEN et al. (1967) ca. 1,3 mm.
Mit zunehmender Dunkeladaptation nimmt die Sehschärfe ab; die minimale retinale Bildgrösse wächst dabei bis auf das ca. 10fache des Ausgangswertes an (20 asb: 16 /u, 2 x 10^{-7} asb: 155,8 /u), ohne aber dabei den Durchmesser des Areagebietes zu erreichen.

g) Eine absolute Endschwelle für die Galagos liess sich nicht genau ermitteln, da die Decke der Versuchsapparatur zwangsläufig immer etwas heller war als die Anweiserwand. Hinzu kommt, dass die Tiere aus vielen Versuchen ihr Sprungziel genau kannten, also mit Hilfe ihres Raumgedächtnisses den Aufsprung an der Anweiserwand finden konnten.

h) Die Akkommodation

Die grosse Linse und der grosse Ziliarmuskel des Galagoauges warfen die Frage auf, ob Entfernungseinstellung durch Veränderungen der Krümmungsradien der Linse eine Rolle spielt. Ein Akkommodationsmechanismus sollte durch Pharmaka beeinflussbar sein.

Homatropin lähmt die Akkommodationsmuskulatur (dadurch Einstellung auf "unendlich") und bewirkt gleichzeitig eine Erweiterung der Pupille. Ein hiermit behandeltes Auge bildet nahegelegene Gegenstände nicht scharf ab.
Durch Physostigmin (Eserin) wird das Auge auf kürzeste Entfernung eingestellt. Streifenmuster, die aus 160 cm Entfernung vom unbehandelten Auge gerade noch aufgelöst werden, sind dann für das mit Physostigmin behandelte Auge unscharf und können daher nicht mehr aufgelöst werden.

Zunächst sollte für die Tiere Nr. 5, 6, 8 und 9 bei einer Adaptationshelligkeit von 20 asb diejenige Streifenbreite ermittelt werden, die aus 160 cm Entfernung vom unbehandelten Auge gerade noch aufgelöst wird. Eine Stunde sowie zusätzlich 20 Minuten vor Versuchsbeginn wurden den Tieren bei der Untersuchung auf Akkommodation in beide Corneae und unter

die Augenlider 3 Tropfen des jeweils verwendeten Pharmakons aufgeträufelt.

Drogenbehandelte Tiere zeigten auch normale Sprungsicherheit.

Es war sehr schwierig, die Tiere an die neue Wahlsituation mit 160 cm Abstand zu gewöhnen. Galago Nr. 5 und 6 fielen für die Dressur ganz aus; sie versuchten immer wieder auf die ihnen gewohnte Wahlentfernung von 80 cm zu kommen, ohne dabei den Entscheidungspunkt zu beachten. Auch Strafdressuren änderten nichts daran.
Bei einer Wahlentfernung von 240 cm konnte keines der Tiere mehr zum Wählen veranlasst werden.

Sowohl bei einer Wahlentfernung von 80 wie von 160 cm haben sich die für vier bzw. zwei Versuchstiere ermittelten Sehschärfewerte unter Drogeneinwirkung nicht oder nur unwesentlich verschoben (vgl. Tab. 14).

Tabelle 14

Versuche zur Akkommodation
Umfeld 20 asb

Galago Nr.	Wahl-Entf. (cm)	Pharm.	Streifenbreite	Anzahl Läufe	pos. Läufe %
8	160	--	3,4	62	74
9	160	--	3,4	60	73
8	160	H	3,2	61	78
9	160	H	3,6	60	76
8	160	P	3,4	63	73
9	160	P	3,6	74	69
8	80	H	1,6	63	72
9	80	H	1,6	70	69
5	80	H	1,6	61	74
6	80	H	1,6	62	73
8	80	P	1,7	60	73
9	80	P	1,6	60	74
5	80	P	1,6	60	73
6	80	P	1,6	60	75

H = Homatropin, P = Physostigmin (Eserin)

Das bedeutet, dass das Minimum separabile des Galagoauges durch Physostigmin und Homatropin nicht beeinflusst werden kann. Damit wird bestätigt, dass einer Verformung der Linse zur Entfernungseinstellung im Galagoauge keine wesentliche Bedeutung zukommt.

III. Diskussion

Die sinnesphysiologischen Untersuchungen haben im wesentlichen die nach den morphologischen Befunden zu erwartenden Leistungen des Galagoauges bestätigt. Sowohl hinsichtlich des Leuchtdichteunterscheidungsvermögens als auch in der Sehschärfe übertrifft der Galago als ausgeprägtes Dämmerungstier bei tiefer Dunkeladaptation den Menschen.
Hinweise, warum das Leuchtdichteunterscheidungsvermögen und daraus folgend auch die Sehschärfe des Galagos bei tiefen Adaptationszuständen besser ist als das des Menschen, ergeben sich aus folgendem:

a) Aus der Gleichung G = tg w x f für die Grösse des Netzhautbildes (G) ergibt sich für gleich grosse und gleich helle Prüfzeichen aufgrund der halb so grossen vorderen Brennweite (f) des Galagoauges gegenüber dem Menschen ein halb so grosses, dafür etwa doppelt so helles Netzhautbild.

b) Möglicherweise spielt auch die Grösse der Corneafläche eine Rolle (sieht man von der opt. Durchlässigkeit des Auges ab). Einen Vergleich zeigt Tab. 15.

Tabelle 15

	Fläche der Cornea (mm^2) eines Auges	Fläche der Corneaprojektion (mm^2)	Untersucher
Mensch	136	113	GULLSTRAND (1929)
Galago	222	137	diese Arbeit
Flughund	92	64	NEUWEILER (1962)
Ratte	41,5	26,4	HERMANN(1958)

Man sieht, wie viel grösser die Corneafläche des Galagoauges gegenüber anderen Dämmerungstieren (Flughund, Ratte,) ist (In der Projektion auf eine Ebene beträgt sie gegenüber der menschlichen Cornea 20 %).

TREFF (1967) ermittelte an zwei Galago senegalensis bei einer Raumhelligkeit von ca. 10 Lux und einer Beleuchtungsstärke der Anweiser von 155 Lux Sehschärfewerte von 6′. Bei einer Steigerung der Raumhelligkeit auf 42 Lux ohne Veränderung der Musterhelligkeiten erreichte ein Versuchstier ein Minimum separabile von 4′28′′, während das zweite Versuchstier offensichtlich bereits geblendet war (bei einem Reflexionsgrad von 0,75 für weisses Papier -SCHOBER (1960)- erhält man für die von TREFF verwendeten Anweiser Leuchtdichtewerte von etwa 100 asb).
Diese Werte weichen nur geringfügig von dem von mir an 4 Tieren ermittelten Wert von 6,8′ bei 20 asb Adaptationsleuchtdichte ab. Die Differenzen lassen sich wahrscheinlich auf unterschiedlich spektrale Lichtzusammensetzung zurückführen. (TREFF benutzte eine Stabglühbirne, deren Helligkeit durch einen Schiebewiderstand geregelt wurde.)

Deutlich zeigt sich die Anpassung an das Dämmerungssehen im Vergleich der Sehschärfekurven von Galago, Flughund und Mensch (Abb.14). Galago und Flughund weisen, abgesehen von Unterschieden in den Sehschärfewerten, keine wesentlichen Abweichungen auf.

Die unterschiedliche Lage der Sehschärfekurven von Mensch und Galago (Abb.15)zeigt, dass die Augen des Menschen für die Funktion bei anderen Helligkeiten eingerichtet sind. In den Bereichen, in denen das menschliche Auge überwiegend mit Hilfe der Stäbchen arbeitet, ist seine Sehschärfe derjenigen des Galagos ähnlich. Der steile Anstieg der Sehschärfekurve des Menschen (Einsetzen der Zapfenfunktion) fehlt beim

Galago (reine Stäbchenretina) Die Kurve steigt hier ohne Knick weiterhin flach an. Unterhalb von 2×10^{-5} asb sind für den Menschen keine Visuswerte mehr zu ermitteln, während die Sehschärfe des Galagos bis 2×10^{-7} asb langsam weiter abnimmt.

Die minimale Sehschärfe liegt für Galago bei einem Visus von 0,016, für den Menschen bei 0,18. Die maximale Sehschärfe des Menschen mit 1,8 ist wesentlich grösser als die des Galagos mit 0,15.

Trotz der besonders hohen Stäbchenzahl ist das Summationsverhältnis zu anderen Tieren nicht besonders vergröbert.
Aufgrund der Dioptrik und des Minimum separabile wurde für die Streifenbreite eine retinale Bildgrösse von 16 /u errechnet. Nimmt man für den Durchmesser des Areagebietes eine Stäbchendichte von 88 Rezeptoren/ 100 /u an (ROHEN 1967), so besitzt ein einzelner Rezeptor ungefähr einen Durchmesser von 1,2 /u. Für ein Summationsverhältnis von 1 : 11,9, wie es CASTENHOLZ für das Areagebiet gefunden hat, ergäbe sich daraus eine "Streifenbreite" von 11,9 x 1,2 = 14,3 /u, die günstigstenfalls erkannt werden könnte. Dieser Wert liegt sehr gut bei der von mir zur Auflösung von Streifenmustern für das Galagoauge ermittelten retinalen Bildgrösse von 16 /u, wenn man die Beugung des Lichtes durch das Auge in Betracht zieht.
Um eine gute Dämmerungsleistung des Auges zu gewährleisten, ist also nicht notwendigerweise die von NEUWEILER am Flughundauge gemessene hohe Summation (400 : 1) erforderlich.

Beobachtungen bei den Versuchen zeigten, dass die Galagos im Vergleich zum Menschen imstande sind - ebenso wie die Flughunde (NEUWEILER 1962) -, sehr schnell zu adaptieren. Während bei zunehmender Helladaptation dieser Unterschied nicht allzu gross war, trat bei Dunkeladaptation deutlich in Erscheinung.

Ausgehend von einem Adaptationszustand von 20 asb konnten die Tiere sich innerhalb weniger Minuten an Helligkeiten von etwa 10^{-4} asb anpassen; ich selbst brauchte hierfür etwa 15 - 20 Minuten.

IV. Zusammenfassung

1. Sowohl morphologisch als auch physiologisch zeigt das Galagoauge eine gute Anpassung an das Sehen in der Dämmerung.

2. Bei der Unterscheidung von Graustufen unterschiedlichen relativen Weissgehalts zeigt der Galago ähnliche Leistungen wie andere untersuchten Dämmerungstiere. Gegenüber dem Menschen fällt er im Weissbereich ab. Am dunkeleren Ende der Grauskala ist das Unterscheidungsvermögen wesentlich besser (0/6) als im Weissbereich (72/100) und folgt damit in gewissen Grenzen der WEBER-FECHNERschen Regel (die Problematik dieser Untersuchungsmethode wurde diskutiert).

3. Mit Hilfe einer erstmalig für die Untersuchung von Tieren angewandten Methode wurde das Leuchtdichteunterscheidungsvermögen von drei Galagos geprüft. Es ergab sich in qualitativer Hinsicht kein Unterschied zwischen der reinen Stäbchenretina des Galagos und der gemischten Retina des Menschen hinsichtlich der Unterscheidung von Leuchtdichten bei variablen Prüfzeichengrössen und Adaptationszuständen.

4. Bei einer Prüfzeichengrösse von 193,5′ und tieferen Adaptationszuständen als 10^{-3} asb ist das Leuchtdichteunterscheidungsvermögen des Galagos besser als das des Menschen.

5. Die Empfindlichkeit des Galagoauges nimmt mit zunehmender Dunkeladaptation langsamer ab als beim menschlichen Auge.

6. Die Beziehungen zwischen Prüfzeichengrösse und zugehöriger Leuchtdichtedifferenz wurde nach den Sätzen

von RICCO, PIPER und WEBER-FECHNER überprüft. Keine dieser Regeln trifft für das Galagoauge zu.

7. Farbensehen konnte für Galagos nicht nachgewiesen werden.

8. Mit Hilfe von Streifenmustern wurde die Sehschärfe für Adaptationszustände zwischen 50 und 10^{-7} asb ermittelt. Die Sehschärfekurve zeigt den für eine reine Stäbchenretina charakteristischen Kurvenverlauf ohne Knick.

9. Bei Adaptation auf 20 asb beträgt das Minimum separabile 6,8′; ihm entspricht eine retinale Bildgrösse von 16 µ.

10. Die absolute Schwelle für die Intensitätswahrnehmung konnte aus Gründen, die in der Versuchsmethodik lagen, nicht exakt ermittelt werden.

11. Das Galagoauge zeigt keine Akkomodation. Das dioptrische System hat eine sehr kurze Brennweite und dadurch ausreichende Tiefenschärfe.

Literatur

ADAM, H. u. CZIHAK, G. (1964) — Arbeitsmethoden der makroskop. und mikroskop. Anatomie. Grosses zool. Praktikum I. G. Fischer-Verlag, Stuttgart

AULHORN, E. (1964) — Über die Beziehung zwischen Lichtsinn und Sehschärfe. A.v.Graef. Arch.f.Ophthalm. 167, 4-74

BIERENS DE HAAN, J.A. und FRIMA, M.F. (1930) — Versuche über den Farbensinn der Lemuren. Z. vergl. Physiol. 12, 603-631

BRÜCKNER, R. (1961) — Beiträge zur Biologie des Auges. 1. Mitt.: Über die Netzhaut von Feliden und Caniden. Biol. Zbl. 80, 37-66

DARTNALL, H.J.A. et al. (1965) — Anatomical, electrophysiological and pigmentary aspects of vision in the bush-baby: An interpretative study. Vision Research, pp. 399-424, Pergamon Press Vol. 5, Printed in Great Britain.

DETWILER, S.R. (1939) — Comparative studies upon the eyes of nocturnal Lemuroids, Monkeys and Man. The anatomical Record 74, 129-146

FIEDLER, W. (1956) — Übersicht über das System der Primates. In: HOFER,H; SCHULTZ,A.H. und STARCK, D. (Karger, Basel/New York).

GEOFFROY SAIT-HILAIRE, [illegible] (1796) — Mémoire sur les Rapports Naturels des Makis Lemur, L. et Déscription d'une Espéce Nouvelle de Mammifère. Mag.Encyclop. ou Journ. des Sc., des Lettres et des Arts, 1 , 20-50

GRASSÉ, [illegible] (1955) — Traité de zoologie, Bd. XVII, fascicule: Mammifères.

GROETHUYSEN, G. (1929) — Die Dioptrik des Auges. In BETHE-BERGMANN, Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XII, S. 70-144 Berlin: Springer

GRZIMEK, B. (1952) — Versuche über das Farbensehen von Pflanzenessern I: Das farbige Sehen von Pferden. Z. Tierpsychol. 9, 23-39

HERMANN, G. (1958) — Beiträge zur Physiologie des Rattenauges. Z.Tierpsychol. 15, 462-518

HILL, W.C.O. (1953) — Primates; comparative anatomy and taxonomy, vol. I - Strepsirhine; p. 798 (Univ.Press, Edinburgh)

KOLLER, S. (1940) — Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Dresden und Leipzig: Steinkopff

KOLMER, W. (1930) — Zur Kenntnis des Auges der Primaten. Z.Anat. Entw.Gesch. 93, 679-722

LOWTHER, F.D.L. (1939) — A study of the activities of a pair of Galago senegalensis moholi in captivity, including the birth and postnatal development of twins. Zoologica, N.Y. 25, 433-462

NEUWEILER, G. (1962) — Bau und Leistung des Flughundauges (Pteropus Giganteus Gig. BRÜNN). Z. vergl. Physiol. 46, 13-56

OEHME, H. (1961) — Vergleichend-histologische Untersuchungen an der Retina von Eulen. Zool. Jb. Anat. 79, 439-478

PIPER, H. (1903) — Über die Abhängigkeit des Reizwertes leuchtender Objekte von ihrer Flächen- bzw. Winkelgrösse. Z. Sinnesphysiol. 32, 98-117

RAHMANN, H. (1967) — Die Sehschärfe bei Wirbeltieren. Naturwiss. Rundschau 1, 8-14

ROCHON-DUVIGNEAUD, A. (1943) — Les yeux et la vision des Vertébrés. Paris: Masson & Cie.

ROHEN, J.W. (1962) — Das Sehorgan. In: HOFER,H., SCHULTZ, A.H. und STARCK, D., Primatologia, Bd. II/1, Lieferung 6; pp. 1-210 (Karger, Basel/New York)

ROHEN, J.W. und CASTENHOLZ, A. (1967) — Über die Zentralisation der Retina bei Primaten. Folia primat. 5, 92-147

SAUER, E.G.F. und SAUER, E.M. (1963) — The South West African Bush-Baby of the Galago senegalensis Group. Journ. S.W.A. Scientific Society, Windhoek, Volume XVI/63

SCHOBER, H. (1960/64) — Das Sehen. Bd. I u. II. Leipzig:Fachbuchverl.

TANSLEY, K. (1965) — Vision in Vertebrates. Science Paperbacks II

TREFF, H.A. (1967) Tiefensehschärfe beim Galago (Galago senegalensis). Z. vergl.Physiol. 54, 26-57

TRENDELENBURG, W. und SCHÜTZ, E. (1961) Der Gesichtssinn. Berlin-Göttingen-Heidelberg:Springer

WEBER, E. (1954) Grundriss der biolog. Statistik. Jena, II. Auflage

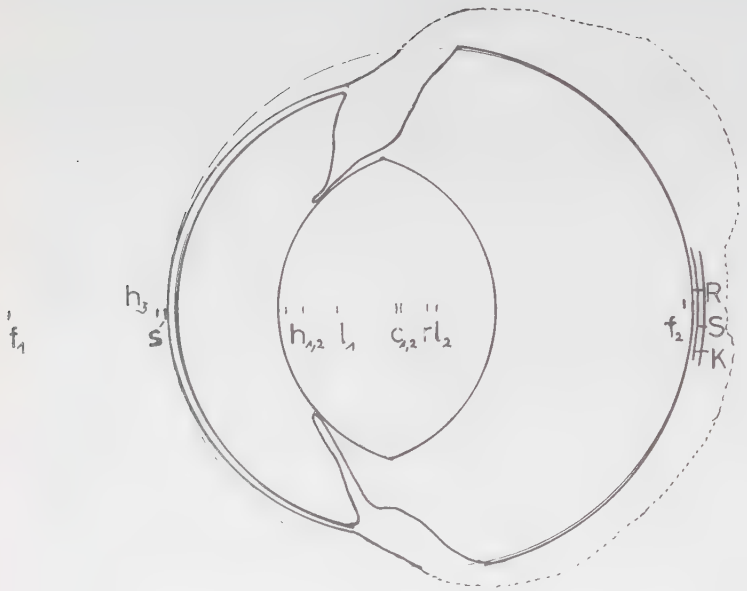

Abb. 1: Schematisches Galagoauge

s	= Scheitel der Corneavorderfläche
c_1, c_2	= Krümmungsmittelpunkte der Corneaflächen
h_3	= Hauptpunkte des Corneasystems
l_1, l_2	= Krümmungsmittelpunkte der Linsenflächen
r	= Krümmungsmittelpunkt der Retinafläche
R	= Retina
K	= Chorioidea
S	= Sklera
h_1, h_2	= Hauptpunkte des Gesamtauges
f_1, f_2	= Vorderer und hinterer Brennpunkt des Gesamtauges

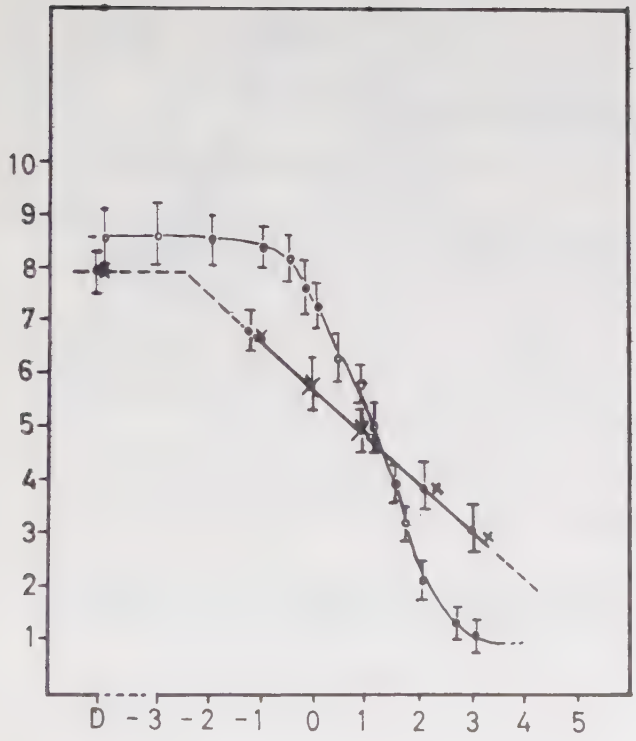

Abb. 2: Pupillenspiel des Galagoauges
Ordinate: Scheinbarer Pupillendurchmesser (d_p) in mm
Abszisse: Hornhautbeleuchtungsstärke in lx
D = absolute Dunkelheit

o - o - o = Galago
x - x - x = Mensch - Werte nach SCHOBER (1960)
● - ● - ● = Mensch - eigene Werte (2 VP)
--------- = Ergänzung des Kurvenverlaufs zu (8 mm) Maximal- und (2 mm) Minimalwerten (nach SCHOBER 1960).

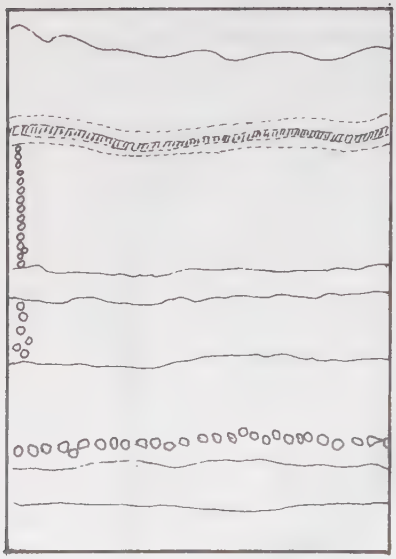

Abb. 3: Schnitt durch die Retina des Galagoauges (480 x). (Silberfärbung nach BODIAN)

Abb. 4

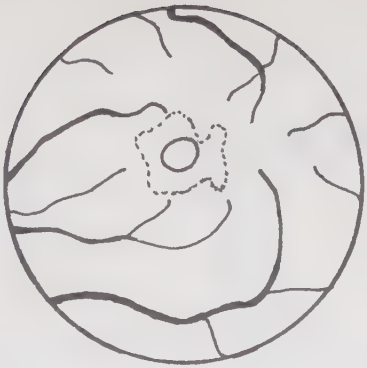

Abb. 5

Abb. 4: Austritt des Nervus opticus und der Blutgefässe (Blinder Fleck)

Abb. 5: Maculadegeneration eines alten Tieres; Ausdünnen der grossen Blutgefässe

(beide Zeichnungen nach Fundusaufnahmen)

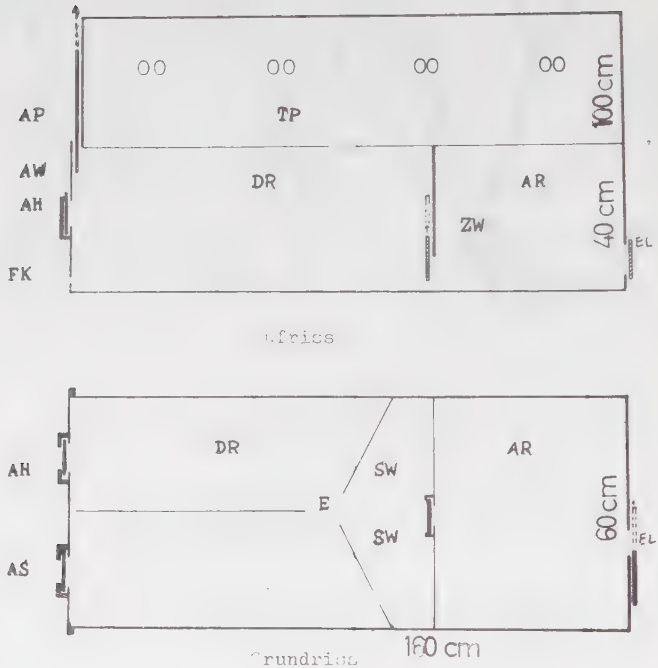

Abb. 6: Aufriss und Grundriss der Dressurapparatur in der Grundausführung, wie sie für die Untersuchung des Helligkeitsunterscheidungsvermögens und des Farbensehens verwendet wurde.

AH = Halterung für die Anweiser
AP = Abdeckplatte
AR = Aufenhaltsraum
AS = Aussparung für Anweiser
AW = Anweiserwand
DR = Dressur-Raum
E = Entscheidungspunkt
EL = Einlass
FK = Futterklappe
LK = Lichtkasten
SW = Seitenwände
TP = Decke aus Transparentpapier
ZW = Zwischenwand

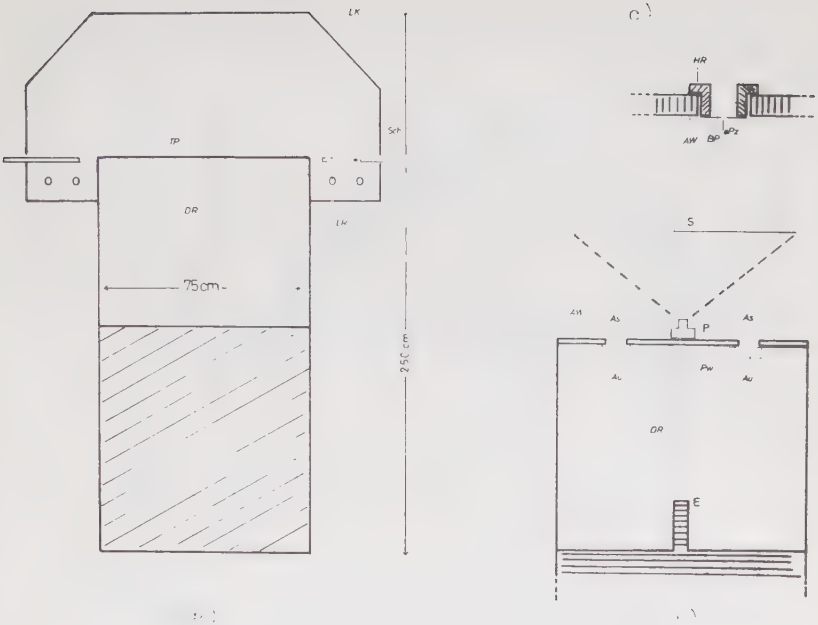

Abb. 7: Schema der Sprungapparatur zur Untersuchung des Leuchtdichteunterscheidungsvermögens.
a) Aufriss, b) Grundriss, c) Anweiser

AS	= Aussparung für die Anweiser	LR	= Lichtquelle (Leuchtstoffröhren)
AU	= Aufsprung	P	= Projektro (LEITZ)
AW	= Anweiserwand	PW	= Papierwand
BP	= Blechplättchen	S	= Schirm
DR	= Dressur-Raum	Sch	= Schieber zur Regelung der Beleuchtungsstärke
E	= Entscheidungspunkt		
cPz	= eingestanztes Prüfzeichen	TP	= Transparentpapier
HR	= Holzrahmen		
LK	= Lichtkasten		

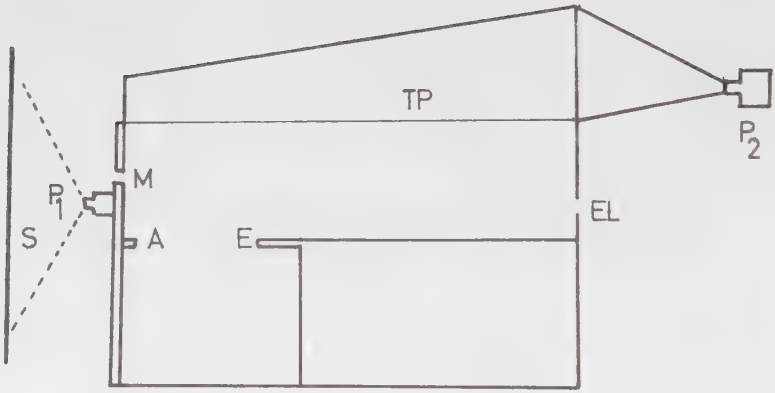

Abb. 8: Versuchsaufbau mit 2 Projektoren zur Prüfung des Leuchtdichteunterscheidungsvermögens bei Adaptationszuständen bis unter 10^{-5} asb.

A = Aufsprung
E = Entscheidungspunkt
EL = Einlass
M = Aussparung für das Muster
P_1 = Projektor
P_2 = Projektor
S = Schirm
TP = Transparentpapier

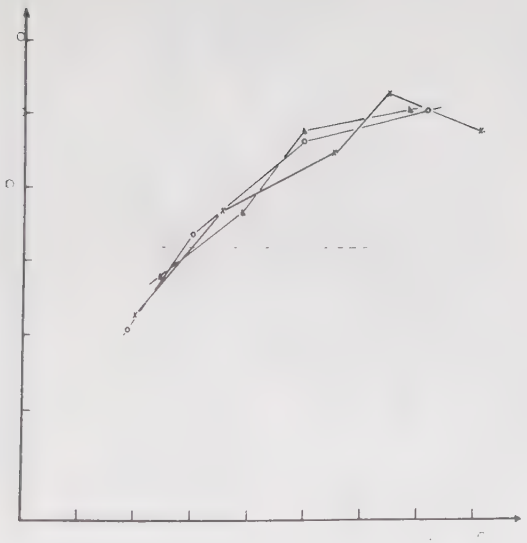

Abb. 9: Dressurkurve für die Galagos Nr. 5, 6, 7
für grosses Prüfzeichen und hohen Kontrast.

Abszisse: Zahl der Läufe

Ordinate: Prozentsatz der Richtigwahlen

------- = statistische Grenze (72 %)
für 60 Läufe

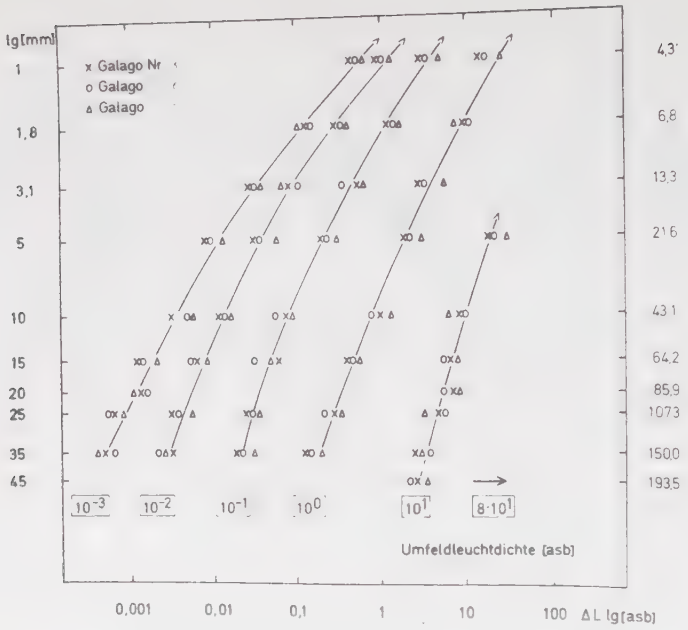

Abb. 10: Das Leuchtdichteunterscheidungsvermögen von Galago senegalensis bei verschiedenen Adaptationszuständen.

Abszisse: Leuchtdichteunterschied Umfeld - Prüfzeichen

Ordinate: Durchmesser der Prüfzeichen

Beide Achsen sind logarithmisch unterteilt.

(rechts der Pfeilspitze liegt der Wert für 80 asb)

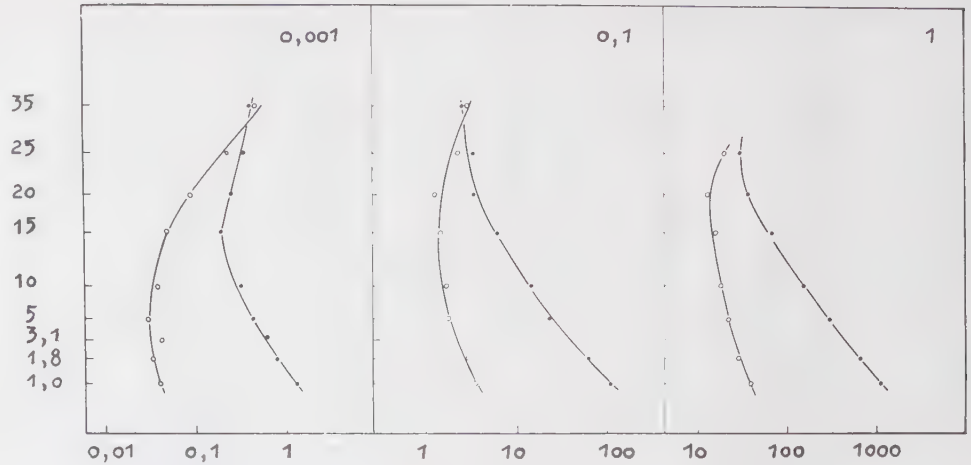

Abb. 11: Zusammenhang zwischen Reizgrösse und dem Produkt aus
a) Leuchtdichte x Reizfläche (RICCO) - . - . - .
b) Leuchtdichte x Reizfeld-
durchmesser (PIPER) - o - o - o
für drei verschiedene Adaptationszustände (10^{-3}, 10^{-1}, 1 asb)

Abszisse: Produkt aus Leuchtdichte und Reizgrössen
Ordinate: Durchmesser des Prüfzeichens (mm)

Beide Achsen logarithmisch geteilt.

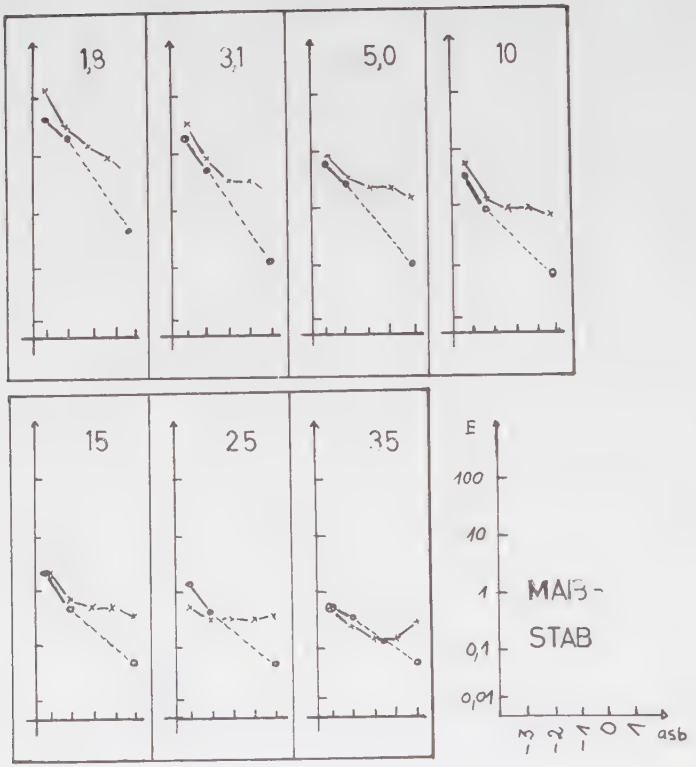

Abb. 12: Vergleich der Empfindlichkeiten für relative Leuchtdichteunterschiede von Versuchsperson (o - o) und Galago (x - x) für verschiedene Prüfzeichengrössen (1,8 - 35 mm) und Adaptationszustände.

Abszisse: Adaptationszustand (log asb)

Ordinate: Empfindlichkeit (log E)

Die Kurvenstücke für die Versuchsperson wurde zwischen 10^{-4} und 10 asb gestrichelt gezeichnet, da für die Adaptationszustände von 0,1 und 1 asb keine Werte ermittelt wurden.

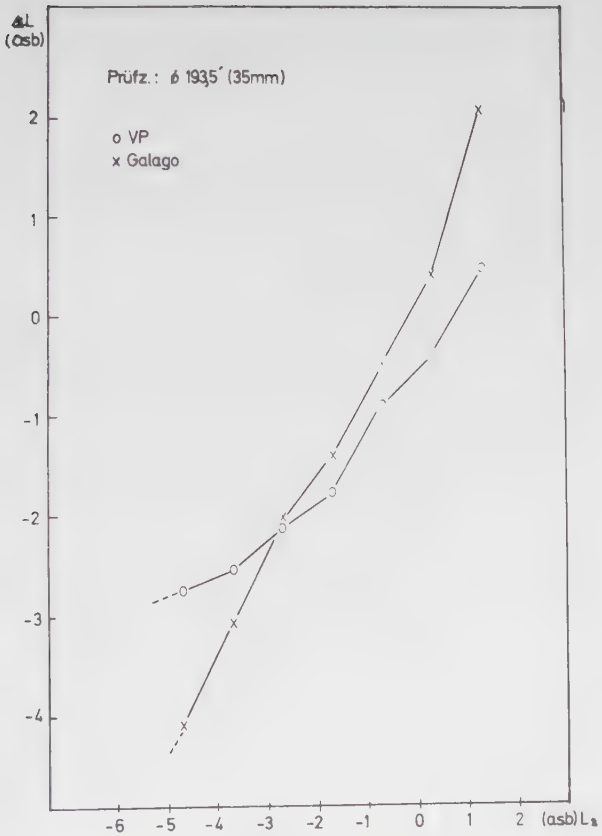

Abb. 19: Ergebnis des Leuchtdichteunterscheidungsvermögens von Mensch (VP) und Galago für ein Prüfzeichen von 193,5' und Adaptationshelligkeiten bis herab zu 10^{-5} asb.

Abszisse: Umfeldleuchtdichte (Adaptationszustand)

Ordinate: benötigte Leuchtdichtedifferenz zwischen Prüfzeichen und Umfeld

Beide Achsen logarithmisch geteilt.

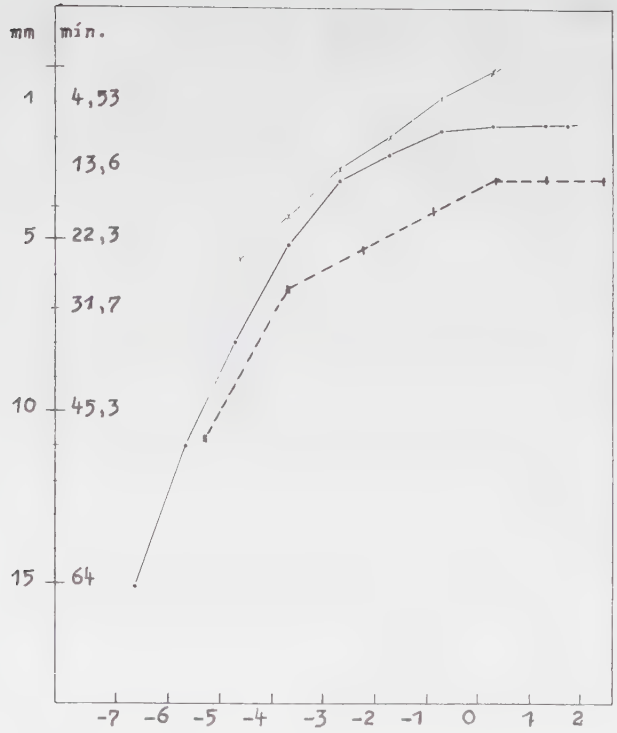

Abb. 14: Sehschärfekurven von Galago, Flughund und Mensch in Abhängigkeit vom Adaptationszustand.

Ordinate: Ermittelte Sehschärfewerte in mm und Minuten

Abszisse: Adaptationszustände

Die Abszisse ist logarithmisch geteilt

——x——x——x = Versuchsperson

——●——●——● = Galago

---x---x---x = Flughund

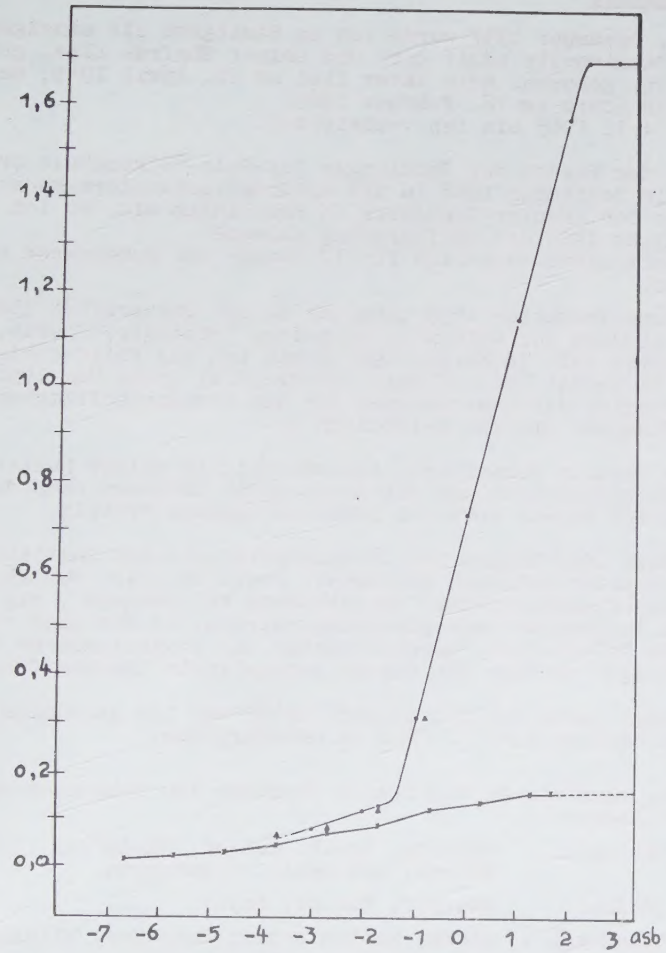

Abb. 15: Vergleich der Sehschärfe von Mensch und Galago. Darstellung der gesamten Sehschärfebereiche. Die menschliche Kurve (nach KÖNIG) aus AULHORN (1964).

Abszisse: Adaptationszustand
Ordinate: Sehschärfe (Visus)
Abszisse logarithmisch geteilt.

o——o——o——o = Kurve nach KÖNIG aus AULHORN
v——v——v——v = eigene Werte (VP)
x——x——x——x = Galagos

Lebenslauf

Am 1. Dezember 1937 wurde ich in Stuttgart als einziges Kind des Studienrats Adolf Lutz und seiner Ehefrau Elsa, geb. Wagner, geboren. Mein Vater fiel am 20. April 1945; meine Mutter starb am 18. Februar 1965.
Seit Juli 1965 bin ich verheiratet.

Nach dem Besuch der Reutlinger Jos-Weis-Volksschule trat ich im September 1948 in das mathematisch-naturwissenschaftliche Joh.-Kepler-Gymnasium in Reutlingen ein, wo ich im Frühjahr 1958 die Reifeprüfung ablegte.
Anschliessend wurde ich für 12 Monate zur Bundeswehr eingezogen.

Im Sommersemester 1959 nahm ich an der Universität Tübingen das Studium der Naturwissenschaften (Biologie, Chemie, Geographie) auf. Im Herbst 1962 legte ich das Philosophikum und im Herbst 1967 (Chemie, Geographie) sowie Mai 1968 (Biologie) das Staatsexamen vor dem Wissenschaftlichen Prüfungsamt Stuttgart-Tübingen ab.

Mein Studium finanzierte ich aus Mitteln meiner Mutter, durch Werksarbeit und teilweise durch Darlehen nach dem Honnefer Modell sowie ab 1966 aus eigenen Mitteln.

Im März 1963 begann ich am Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen (Direktor: Prof. Dr. F.P. MÖHRES) eine Zulassungsarbeit über "Orientierung bei Säugern", die ich nach teilweiser Fertigstellung abbrach, um die hier vorliegende Arbeit über "morphologische und physiologische Untersuchungen am Auge von Galago senegalensis" durchzuführen.

Bedingt durch den Tod meiner Mutter war ich gezwungen, 1965 mein Studium für 1/2 Jahr zu unterbrechen.

Meine akademische Ausbildung verdanke ich folgenden Herren Professoren:

In Biologie:	Bünning, Grell, Kulzer, Mägdefrau, Metzner, Möhres, Schwemmle, Zimmermann.
In Chemie:	Rüdorff, Müller, Bayer.
In Geographie:	Blume, Huttenlocher, Schröder, Wilhelmy.

Die vorliegende Arbeit wurde unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. F.P. MÖHRES von 1964 bis Dezember 1966 am Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen durchgeführt.